

ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫХ МЕХАНИЗМАХ ПОЛОВОГО ПОДБОРА (ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ СПАРИВАНИЯ) У КУР

Л. З. Кайданов

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОЛОВОГО ПОДБОРА У ЖИВОТНЫХ

Генотипическая структура популяции в каждом поколении формируется на основе подбора родительских пар, вступивших в скрещивание в предыдущем поколении. Ч. Дарвин вскрыл механизм, обеспечивающий сохранение и оставление потомства особями, наиболее приспособленными к изменяющимся условиям среды. Таким механизмом является механизм естественного отбора. Однако наряду с естественным отбором Дарвин признавал в качестве самостоятельной формы наличие у животных полового отбора, не зависящего непосредственно от общей приспособленности организмов, а специально связанного с подбором родительских пар при скрещивании. Возникновение многих признаков, обуславливающих различие между полами и связанных с размножением, Дарвин относил за счет действия полового отбора.

К настоящему времени накоплен значительный фактический материал, подтверждающий реальное существование полового отбора (Кистяковский, 1958; Maynard-Smith, 1958; Давиташвили, 1961); вместе с тем большинство авторов рассматривает теперь половой отбор как особую форму естественного отбора (Fisher, 1930; Гексли, 1940; Шмальгаузен, 1946; Давиташвили, 1961 и др.).

Создаваемые в процессе эволюции при участии полового отбора эпигамические (брачные) признаки, такие, как различия между полами в окраске, характерные отметины и «украшения», чаще присущие одному полу (обычно мужскому), особенности полового поведения — «брачные игры», токования и пр., обеспечивают нахождение особями противоположного пола друг друга, способствуют синхронизации половых циклов самцов и самок, развитию у них половой доминанты, т. е. направлены на своевременное осуществление оплодотворения (Гексли, 1940; Машковцев, 1940; Tinbergen, 1954). Все эти признаки представляют собой конгруэнтные адаптации, имеющие приспособительное значение не для отдельной особи, а для всей популяции в целом (Северцов, 1951).

Непосредственными экспериментами, выполненными на плодовой мушке дрозофиле, показано, что под действием полового подбора (избирательности спаривания) может происходить перестройка генетической структуры искусственных популяций (McGrell, 1953; Petit, 1958). Установлено также, что сама степень половой изоляции между особями, относящимися к близким видам (Коортан, 1950) или мутантным формам одного вида (Knight a. oth., 1956), может быть изменена с помощью искусственного отбора. Не исключено, что половому подбору принад-

лежит существенная роль в процессе симпатрического видообразования (Thoday, Gibson, 1962; Silsby, 1963).

Для понимания причин возникновения и характера действия полового подбора важное значение имеет использование объективных методов исследования полового поведения животных. Многочисленными работами выяснено (см. обзор: Бич, 1960), что половое возбуждение и спаривание у животных регулируется за счет деятельности различных афферентных систем. Ориентация и движение по отношению к особи противоположного пола происходит в ответ на зрительные, слуховые и химические раздражители; при этом сила безусловного раздражителя может оказывать определяющее влияние на избирательность спаривания. Так, интенсивность вибрации крыльев у самцов дрозофилы во время «ухаживания» за самками непосредственно отражается на частоте их спариваний (Bastock, 1956). Половая реакция самок рыб *Stenodermis gigas* по отношению к самцам во время нереста обуславливается степенью интентации постерных (Noble, Curtis, 1939). По наблюдениям Г. Джина Томсона (Cinat-Tomson, 1926) над австралийскими полустетыми попугайчиками *Melopsittacus undulatus*, успех самцов при спаривании находится в прямой зависимости у них некоторых орнаментальных украшений — черной окраски лап и воронки. Интенсивность обонятельных стимулов отражается на проявлении половой реакции у собак (Beck, Gillette, 1949). Спаса подобных примеров можно было бы значительно расширить. Следует также отметить, что характер избирательности спаривания может меняться при изменении физиологического состояния организма. Нами показано, например, что самцы дрозофилы одного типа на фоне высокого уровня полового возбуждения спариваются с мутированными самками, имеющими желтую или черную окраску тела, в то время как вместе с тем при понижении уровня полового возбуждения спаривания приобретают явно избирательный характер: чаще оплодотворяются желтые самки (Кайданов, 1963).

Таким образом, изучение половых безусловных рефлексов, образующих врожденный стереотип полового поведения, специфичный для каждого вида, способствует пониманию конкретных путей осуществления полового подбора. Однако не менее важные результаты могут быть получены в этой связи при анализе условнорефлекторной деятельности животных.

Согласно учению И. П. Павлова, механизм образования временных связей на базе врожденных, безусловных рефлексов выступает в качестве универсального механизма приспособления к изменяющимся условиям внешней среды. Благодаря способности к выработке временных связей создаются предпосылки для возникновения качественно нового вида функциональной преемственности между поколениями, а именно — сигнальной наследственности (Любашев, 1961). Применительно к проблеме полового подбора анализ условнорефлекторных связей показывает, каким образом функциональные адаптации, приобретаемые в процессе онтогенеза, могут отражаться на генетической структуре популяций, приводя тем самым к важным эволюционным последствиям. Вместе с тем количество исследований, посвященных данному вопросу, весьма ограничено.

В работах, выполненных на насекомых (Кайданов, 1963), рыбах (Haskins, Haskins, 1950), млекопитающих (Marshall, Hammond, 1945), выяснено, что предварительные спаривания самцов с самками, различающимися по фенотипу, обуславливают выработку у них половых условных рефлексов на самок соответствующего фенотипа. Сторонниками этологического направления накоплены факты, свидетельствующие

о проявлении половых реакций у самцов птиц по отношению к самкам другого вида, если они в очень молодом возрасте воспитывались среди особей данного вида (Lorenz, 1935; Cushing, 1941; Hess, 1959; Schutz, 1963). Для объяснения подобных результатов нет необходимости искать какие-то иные физиологические основы, чем механизм временных связей» (Промптов, 1956, стр. 20). При обсуждении рассматриваемого вопроса необходимо учитывать также данные, касающиеся изменений особенностей полового поведения под влиянием условий воспитания и научения (Бич, 1960). Несомненный интерес для проблемы полового подбора представляет исследование В. К. Миловановым и его сотрудниками половых рефлексов сельскохозяйственных животных (Милованов, Смирнов-Угрюмов, 1940; Смирнов-Угрюмов, 1945; 1951а; 1951б; Карлов, 1951; Родин, 1951; Милованов, 1962). В этих работах изучались условия возникновения, развития, торможения и разрушения некоторых условных половых рефлексов у самцов-производителей, закономерности их проявления в зависимости от типов нервной деятельности, устанавливалась связь между половыми и оборонительными рефлексами; предложены практические приемы работы, позволяющие предупредить развитие тормозных рефлексов (импотенции) у племенных производителей, а также преодолеть уже развившееся торможение.

Вместе с тем до сих пор остается невыясненным, будут ли половые условные рефлексы, вырабатываемые у половозрелых животных, достаточно прочными, чтобы в течение длительного периода времени обуславливать неслучайный, избирательный характер их спариваний. Какие раздражители из комплекса при выработке половых условных рефлексов у самцов являются наиболее сильными, ведущими (окраска самок, особенности их конституции, поведения и т. д.)? Какова степень генерализации этих рефлексов? Исследованию этих вопросов и посвящена данная работа, выполненная в лаборатории, руководимой М. Е. Лобачевым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта нами были взяты куры *Gallus domesticus*. Куры — полигамный вид, а у полигамов, как отмечал еще Дарвин (1939, стр. 138), половой отбор действует особенно интенсивно. Половая активность сохраняется у кур почти круглый год. Кроме того, кур характеризует широкое разнообразие пород. Все это обеспечивает удобства при использовании данного объекта для изучения условно-рефлекторных механизмов полового подбора.

Для выработки половых условных рефлексов мы использовали кур и петухов яйценоской породы леггорн (с белой окраской оперения) и общепользовательной породы австралорп (с черной окраской оперения). У 5 годовалых петухов этих пород (№ 6537, 4148, 4117 — леггорн и № 720, 742 — австралорп) были выработаны положительные половые условные рефлексы на кур австралорп, а у пяти других петухов того же возраста (№ 4181, 4998, 6141 — леггорн и № 758, 730 — австралорп) — положительные половые условные рефлексы на кур леггорн. До 4-месячного возраста самцы и самки находились в общем стаде, затем опытные петушки были отделены от курочек. Одновременно подвергнуты изоляции 11 контрольных петушков (5 леггорн и 6 австралорп), у которых выработка половых условных рефлексов впоследствии не производилась.

Когда опытные петухи достигли 10-месячного возраста (февраль 1963 г.), они были индивидуально испытаны на избирательность спари-

вания с равным количеством кур леггорн и австралорп (по 7 кур каждой породы). Каждого петуха на протяжении недели испытывали в 3—4 30-минутных опытах. Такое ограничение количества опытов в этой серии было связано с необходимостью предотвратить возможность неконтролируемой выработки половых условных рефлексов на кур той или другой породы.

Контролируемую выработку половых условных рефлексов и их закрепление осуществляли на протяжении 3,5 месяцев, при этом использовали оборонительную методику. Подкрепление производили электрическим током (напряжение — 17—23 в) тогда, когда подопытный петух проявлял половую реакцию по отношению к курам той породы, на которую у него вырабатывался оборонительный условный рефлекс. При проявлении пассивной реакции на кур другой породы подкрепление не применяли, т. е. могла идти выработка положительного полового условного рефлекса.

Выработку рефлексов начинали в условиях клетки (камеры) размером 2,5 × 1,5 м², куда на время опыта помещали 1 петуха и 4 кур (2 леггорн и 2 австралорп), затем через 1,5 месяца от начала выработки опыта были перенесены в вольеры (1,5 × 5,0 м²), где на 1 петуха помещали 11 кур (7 леггорн и 4 австралорп). Половая электрическая реакция подопытного животного производил путем введения раздражителя раздражающего электрода в мышечную ткань спины. Раздражающий электрод был соединен с тонким специально уравновешенным проводником. Индифферентным электродом служила медная пластина. Таким образом, животное могло свободно передвигаться по клетке или вольеру.

Выработку рефлексов производили на фоне повышенного полового возбуждения петухов: каждого петуха брали в опыт не чаще 1—2 раз в 3 дня. Продолжительность опыта составляла 20 мин.

После закрепления вырабатывались половых условных рефлексов была поставлена основная серия опытов, продолжавшаяся около 2 месяцев (июль—июль 1953 г.), цель которой состояла в определении длительности сохранения выработанных половых условных рефлексов и их специфичности. В начале этих испытаний петухи были помещены к новым для них самкам леггорн и австралорп, с которыми они оставались в течение 16 дней (1-й период опыта). Затем куры леггорн были заменены курами породы плимутрок, также имеющими белую окраску оперения, но резко отличающимися по другим признакам — живому весу, конституции, экстерьеру, особенностям поведения и т. д. (2-й период опыта). Наконец, на 37-й день от начала испытаний куры белый плимутрок вновь были заменены курами белый леггорн, при этом дополнительно были подсажены куры общепользовательной породы нью-гемпшир с рыжей окраской оперения. Таким образом, в 3-й (заключительный) период опыта, продолжавшийся 12 дней, опытные петухи содержались с курами трех пород: леггорн, австралорп и нью-гемпшир. Наблюдения за петухами проводили одновременно в 6 вольерах. В 4 вольерах находились по 2 петуха (№ 6537 и 4148, 4181 и 4998, 720 и 742, 730 и 758), в двух других — по 1 петуху (№ 4117, 6141). Количество кур в вольере от каждой породы было одинаковым и составляло в сумме 14 (1-й и 2-й периоды) или 15 (3-й период). Наблюдения проводили в течение 6—7 ч в сутки,¹ преимущественно во второй половине дня и в вечерние часы, когда половая активность петухов повышается. В первую половину опыта петухи постоянно находились с курами, во вторую половину

¹ В наблюдениях принимал участие Б. Ф. Яровой.

опыта с понижением уровня половой активности петухи подпускались к курам только во время наблюдений. Учет велся по показателям половой активности — количеству спариваний и ухаживаний по отношению к курам разных пород. На протяжении всего периода испытаний применение болевого подкрепления не производилось.

Ветом 1963 г. была проведена также оценка избирательности спаривания по отношению к курам белый леггорн и австралорп 11 контрольных петухов, содержавшихся до этого в изоляции. Кроме того, 2 контрольных петуха были дополнительно испытаны на избирательность спаривания по отношению к курам белый леггорн и белый плумтрек. Петухи испытывались индивидуально, на повышенном фоне полового возбуждения, подпускались к курам не чаще одного раза в день на 30—40 мин.

Все опыты были проведены на базе лаборатории генетики животных Петергофского биологического научно-исследовательского института ЛГУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Рассмотрение полученных результатов начнем с сопоставления частоты спариваний с курами леггорн и австралорп контрольных петухов, а также опытных петухов до того, как у них была начата выработка половых условных рефлексов. Эти данные представлены в табл. 1.

Таблица 1

Количество спариваний контрольных и опытных петухов (до выработки половых условных рефлексов) с курами леггорн и австралорп

Порода петухов	Контрольные петухи				Опытные петухи			
	№ петухов	к-во спариваний с курами		$\chi^2; p$	№ петухов	к-во спариваний с курами		$\chi^2; p$
		леггорн	австралорп			леггорн	австралорп	
Леггорн	4961	26	13	4,34; $<0,05$	6537	7	11	0,9; $>0,05$
	5995	18	15	0,28; $>0,05$	4148	7	4	0,8; $>0,05$
	4248	16	34	6,5; $<0,05$	4117	14	3	7,2; $<0,01$
	5000	5	21	9,8; $<0,01$	4181	11	8	0,5; $>0,05$
	4114	7	15	2,9; $>0,05$	4998	7	8	0,1; $>0,05$
					6141	4	7	0,8; $>0,05$
Австралорп	8353	4	27	17,1; $<0,01$	720	0	5	—
	8361	0	35	35,0; $<0,01$				
	8362	29	8	11,9; $<0,01$	742	0	5	—
	8704	2	19	13,8; $<0,01$	758	4	6	0,4; $>0,05$
	8800	22	14	1,78; $>0,05$	730	1	7	—
	871	14	10	0,66; $>0,05$				

Как видно из табл. 1, из 11 контрольных петухов 7 проявили неслучайный, избирательный характер спаривания (достоверное отклонение в числе спариваний от соотношения 1:1), при этом дело могло доходить до полной половой изоляции по отношению к курам одной из пород (петух № 8361). Что касается опытных петухов, то здесь из-за ограниченности материала (см. выше) можно делать лишь ориентировочные заключения. Петух леггорн № 4117 достоверно чаще спаривался с курами леггорн, чем с курами австралорп. Для петухов австралорп № 720,

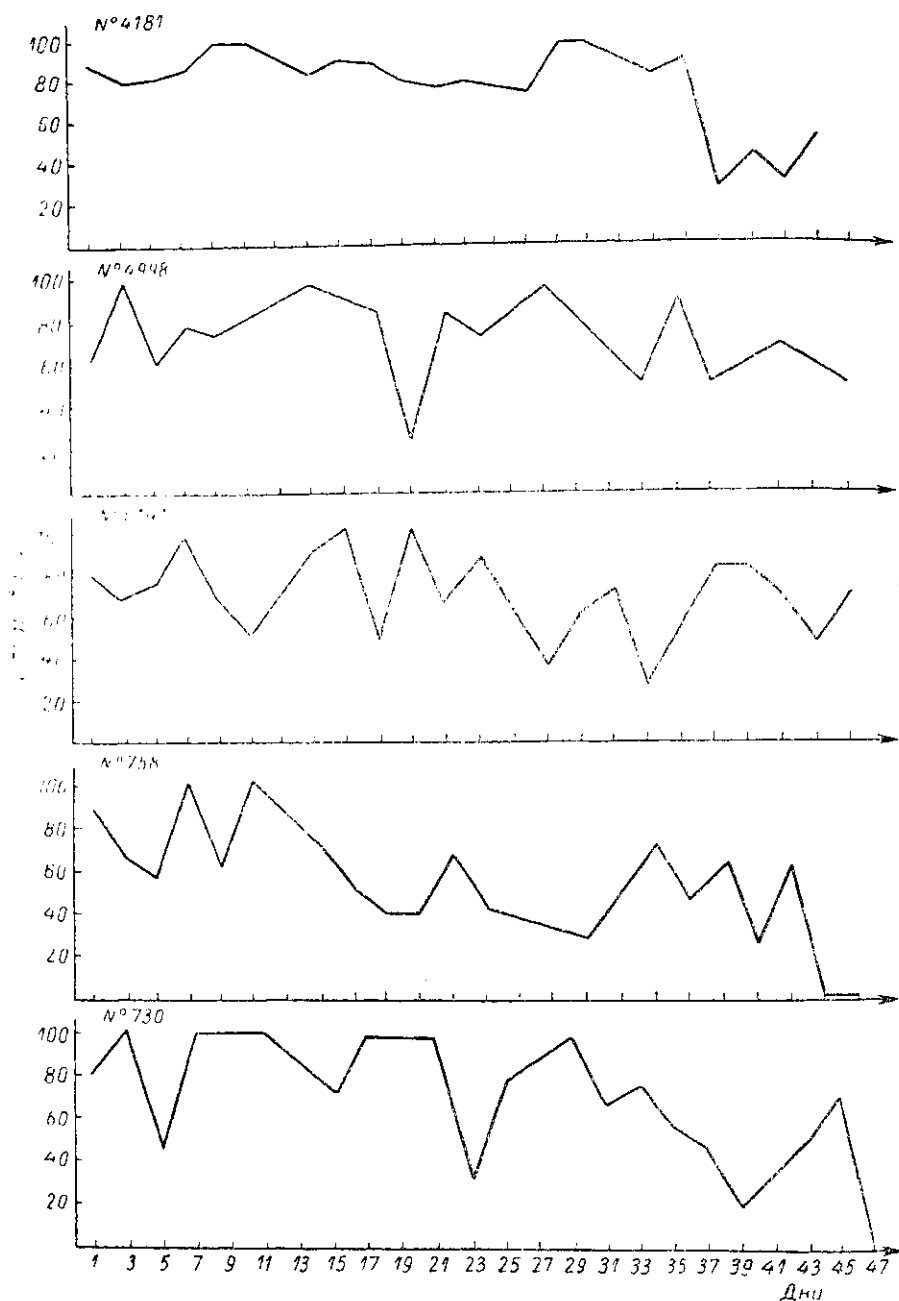


Рис. 1. Изменение частоты спариваний по дням у опытных петухов леггорн (№ 4181, 4998, 6141) и австралорп (№ 758, 730).

Половые условные рефлексы выработаны на кур породы леггорн; по оси ординат — процент спариваний с курами леггорн или белый плимутрок от общего количества спариваний с курами, имеющими белую или черную окраску оперения.

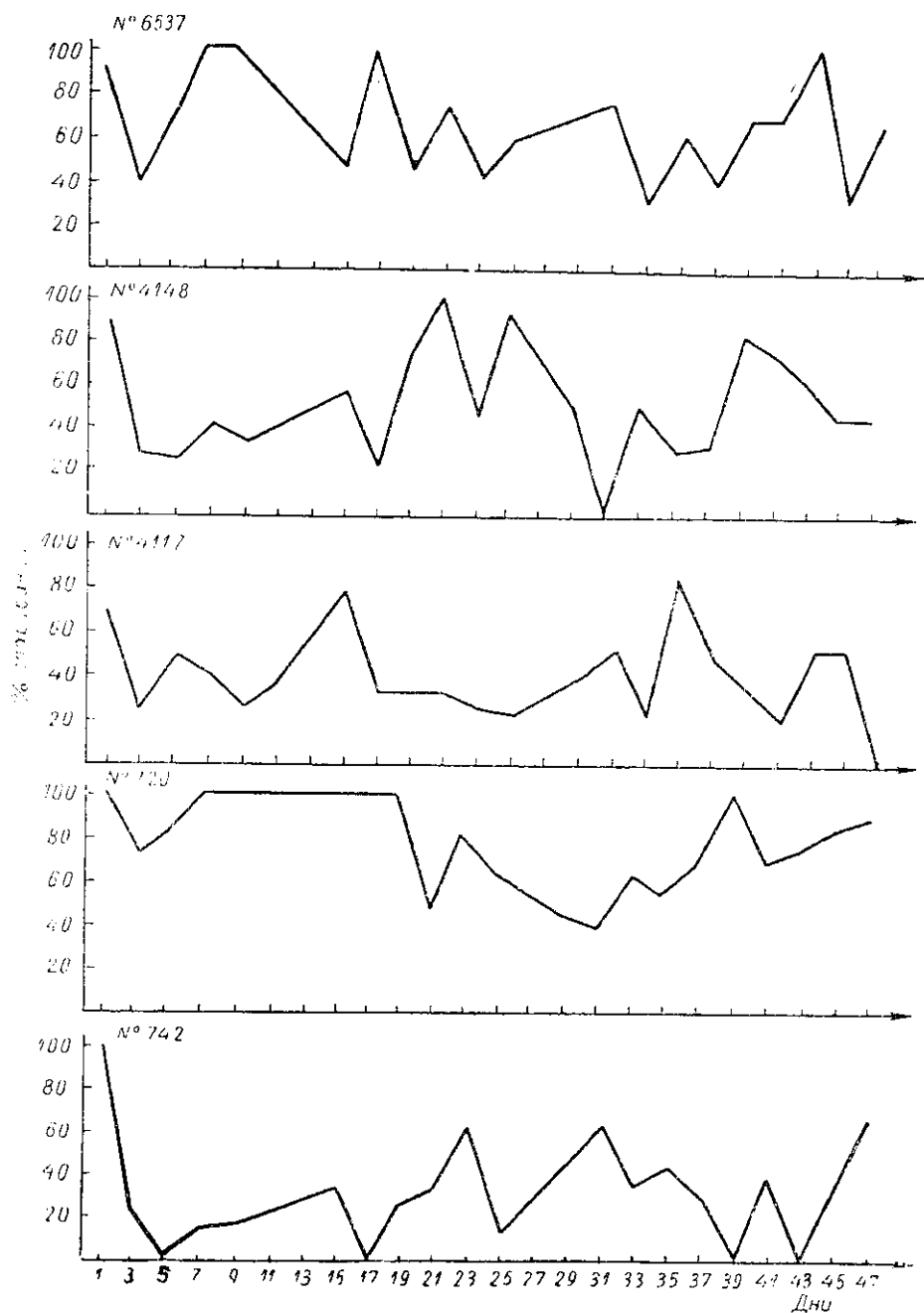


Рис. 2. Изменение частоты спариваний по дням у опытных петухов леггорн (№ 6537, 4148, 4117) и австралорп (№ 720 и 742).

Половые условные рефлексы выработаны на кур породы австралорп; по оси ординат — процент спариваний с курами австралорп от общего количества спариваний с курами, имеющими белую или черную окраску оперения.

742 и 730, по-видимому, была характерна избирательность спаривания по отношению к курам своей породы.

Выработка и закрепление половых условных рефлексов на кур леггорн или австралорп у всех 10 опытных петухов были завершены за 3,5 месяца. При этом в условиях камеры выработка рефлексов у некоторых петухов (№ 417, 742, 730) оказалась затрудненной; после 1—2 подкреплений электрическим током при попытках спаривания с «отрицательными» курами эти петухи вообще прекратили в данных условиях проявление половых реакций. Другие петухи после 3—4 подкреплений электрическим током перестали проявлять половые реакции на «отрицательных» кур, однако продолжали ухаживать и спариваться с «положительными» самками. В условиях вольтеры выработка половых условных рефлексов (положительных и отрицательных) оказалась возможной для всех петухов.

Таблица 2

Количество спариваний опытных петухов с курами разных пород (половые условные рефлексы вырабатывались на кур леггорн)

№ петухов	1-й период опыта			2-й период опыта			3-й период опыта			
	леггорн	австра-лорп	$\chi^2; p$	белый плимут-рок	австра-лорп	$\chi^2; p$	леггорн	австра-лорп	нью-гемпшир	$\chi^2; p$
4181	101	15	64,8; <0,01	36	6	21,4; <0,01	33	23	29	1,8; >0,05
4908	5	3	8,3; <0,01	46	11	21,5; <0,01	12	5	37	31,4; <0,01
6411	30	18	30,7; <0,01	21	16	0,8; >0,05	29	14	30	6,6; <0,05
758	40	16	10,3; <0,01	29	26	0,2; >0,05	14	10	16	1,4; >0,05
730	29	6	15,1; <0,01	31	17	4,1; <0,05	12	14	31	11,5; <0,01

Таблица 3

Количество спариваний опытных петухов с курами разных пород (половые условные рефлексы вырабатывались на кур австралорп)

№ петухов	1-й период опыта			2-й период опыта			3-й период опыта			
	леггорн	австра-лорп	$\chi^2; p$	белый плимут-рок	австра-лорп	$\chi^2; p$	леггорн	австра-лорп	нью-гемпшир	$\chi^2; p$
6537	13	32	8,0; <0,01	31	42	1,7; >0,05	15	20	16	0,8; >0,05
4148	28	18	2,2; >0,05	27	29	0,1; >0,05	13	18	14	0,9; >0,05
4117	66	51	1,9; >0,05	18	14	0,5; >0,05	20	7	27	11,4; <0,01
720	2	26	20,6; <0,01	22	36	3,4; >0,05	5	23	18	11,2; <0,01
742	25	14	3,1; >0,05	32	19	3,3; >0,05	13	8	9	1,4; >0,05

Результаты, полученные в основной серии опытов, характеризуют сохранность выработанных у подопытных петухов половых условных рефлексов и их специфичность. Суммарные данные по частоте спариваний петухов с курами разных пород за каждый из трех периодов испытаний представлены в табл. 2 и 3. Рис. 1 и 2 иллюстрируют динамику проявления половых условных рефлексов у петухов (по проценту спариваний с «положительными» курами) в последовательные дни испытаний.

Рассмотрение графиков, а также данных таблиц показывает, что в первый день испытаний у всех петухов преобладали спаривания

с «положительными» курами. В последующие 2—3 дня ряд петухов (№ 6537, 4148, 4117, 742 и 730) чаще спаривались с «отрицательными» курами. Затем, до конца 1-го периода испытаний, 7 петухов из 10 показали достоверное преобладание спариваний с самками той породы, на которую у них были выработаны половые условные рефлексы. Обращает на себя внимание тот факт, что у всех 3 петухов, которые уже в 1-й период испытаний спаривались неизбирательно, выработка половых условных рефлексов производилась на кур австралорп. Следует только отметить, что петух № 4148 хотя и спаривался случайно, однако достоверно чаще проявлял «ухаживания» в 1-й период по отношению к «положительным» самкам (австралорп): 103 против 59 ($t_{diff}=5,1$).

Во 2-й период испытаний, когда куры белый леггорн были заменены курами белый плимутрок, 3 петуха (№ 4181, 4998 и 730) по-прежнему спаривались преимущественно с курами, имеющими белую окраску оперения. Остальные петухи, по суммарным данным, спаривались в этот период случайно. Правда, в первую неделю 2-го периода у 2 петухов (№ 6537 и 720) сохранялось четкое проявление выработанных половых условных рефлексов: № 6537 в $68 \pm 7,7\%$ случаев ($t_{diff}=3,3$), а № 720 в 73...8,2% случаев ($t_{diff}=4,0$) спаривались с курами австралорп, а лишь позднее их спаривания приобрели случайный характер. Кроме того, «ухаживание» у петуха № 720 проявлялось достоверно чаще по отношению к курам австралорп (151 против 92, $t_{diff}=5,5$), а у петуха № 6141 — по отношению к курам белый плимутрок (107 против 49, $t_{diff}=7,2$).

Наконец, в 3-й период испытаний, при новой замене кур белый плимутрок курами белый леггорн и добавлении кур еще одной породы — нью-гемпшир, петухи № 720 и 6141 вновь обнаружили четкую избирательность спаривания по отношению к курам той породы, на которую у них были выработаны положительные половые условные рефлексы (по сравнению с курами другой породы, на которую были выработаны оборонительные условные рефлексы), t_{diff} — соответственно 6,3 и 3,5.

Что касается проявления половой реакции на новый раздражитель, каким являются куры породы нью-гемпшир, то дело обстояло следующим образом (см. табл. 2 и 3): 5 петухов (№ 6537, 4148, 4181, 742, и 758) спаривались с курами этой породы так же часто, как с курами двух других пород. Петух № 4998 осеменял кур нью-гемпшир примерно в 2 раза чаще, чем кур леггорн и австралорп, вместе взятых ($t_{diff}=4,2$). Петухи № 4117 и 730 провели с курами нью-гемпшир около половины от общего количества спариваний, а частота спариваний с курами нью-гемпшир у петухов № 6141 и 720 соответствовала частоте спариваний с курами «положительной» породы. В итоге частота спариваний с курами породы нью-гемпшир оказалась весьма значительной.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вышеизложенные результаты опытов по изучению условнорефлекторных механизмов полового подбора (избирательности спаривания) у кур свидетельствуют о следующем. Половые условные рефлексы, вырабатываемые у половозрелых петухов на кур, различающихся по породным показателям, могут в течение весьма длительного периода времени — до 1,5 месяцев — определять неслучайный (избирательный) характер их спариваний. Очевидно, этот срок может оказаться вполне достаточным для того, чтобы привести к заметной перестройке генетической структуры популяции. Таким образом, механизм условного реф-

лекса, обуславливая направленное проявление действия полового подбора, способен выступать в качестве существенного фактора генетической динамики популяции.

Представляют интерес обнаруженные в наших опытах различия в прочности выработанных половых условных рефлексов у петухов на кур породы леггорн и австралорп. В том варианте опыта, где половые условные рефлексы были выработаны на кур леггорн, они сохранились у всех 5 петухов в 1-й период основной серии испытаний и у 3 петухов — во 2-й период испытаний. В то же время половые условные рефлексы, выработанные на кур австралорп, в 1-й период были представлены лишь у 2 петухов из 5 и впоследствии сохранились лишь у 1 петуха. Конечно, нет оснований отвергать влияние случайных факторов и возникновение полученных результатов, однако не исключено, что они связаны с породными различиями кур, на которых осуществлялась выработка условных рефлексов. Эти различия следует, по-видимому, искать прежде всего в особенностях безусловнорефлекторной деятельности животных разных пород.

Подтверждением наших опытов данные могут свидетельствовать также о том, что при выработке половых условных рефлексов на кур разных пород различны сигнальные значения окраски оперения. На основании анализа поведения петухов условных рефлексов на кур белый плимутрок и кур австралорп (№ 1181, 1198, 730), у которых выработка положительных половых условных рефлексов была осуществлена на кур леггорн. Породные различия и белый плимутрок резко отличаются между собой по ряду качеств: конституции, экстерьеру, продуктивности, продолжительности жизни, активности, характерных внешним образом особенностей (например, 1181, 1198) и другим показателям. Общей для них является окраска оперения. И, очевидно, именно в силу этого обстоятельство петухи, которые чаще спаривались с курами белого цвета, проявляли меньшую избирательность спаривания по отношению к курам белой окраски. Не исключается включением в этом отношении и петуха № 1111. Различия в частоте его спариваний с белыми и черными курами в 1-й, 2-й и 3-й периоды испытаний не являются статистически достоверными. К тому же частота его «ухаживаний» по отношению к курам белой окраски явно превышала таковую по отношению к курам австралорп. И только один петух (№ 720) обнаружил весьма высокую специфичность половых условных рефлексов. По-видимому, выработка положительных условных рефлексов у этого петуха происходила не столько на черную окраску, сколько на весь комплекс породных особенностей кур австралорп.

О ведущем, сигнальном значении окраски при выработке половых условных рефлексов свидетельствуют также результаты испытаний 2 контрольных петухов австралорп (№ 8353 и 8361) с курами белой леггорн и белый плимутрок. Эти петухи после года изолированного содержания показали явную избирательность спаривания по отношению к курам австралорп в сравнении с курами леггорн (см. табл. 1). Половые реакции на кур леггорн проявлялись у них в минимальном количестве. Можно было бы думать, что при выборе между курами белой леггорн и белый плимутрок предпочтение будет оказано курам второй породы, поскольку они больше приближаются по различным показателям к курам австралорп, чем леггорн. Однако этого, как видно из табл. 4, не произошло.

В отсутствие кур австралорп, когда на выбор были куры только с белой окраской оперения, спаривания носили или случайный характер (петух № 8361), или даже чаще осеменялись куры леггорн (петух

Таблица 4

Количество спариваний контрольных петухов с курами белый леггорн и белый плимутрок

№ петухов	Белый леггорн	Белый плимутрок	$\chi^2; p$
8353	11	3	4,6; <0,05
8361	12	14	0,2; >0,05

№ 8353). Следовательно, избирательное спаривание этих петухов по отношению к курам австралорп связано, по-видимому, с выработкой у них положительных половых условных рефлексов на черную окраску оперения кур данной породы.

Таким образом, на основании изложенного можно полагать, что в основе полового подбора (избирательности спаривания) у кур лежат различия в безусловнорефлекторном характере поведения, на базе которого осуществляется выработка половых условных рефлексов, способных к длительному сохранению и характеризующихся значительной генерализацией.

ВЫВОДЫ

1. Выбатываемые у петухов половые условные рефлексы на кур разных пород способны обуславливать неслучайный (избирательный) характер их спариваний и направлять тем самым действие полового подбора.

2. При выработке половых условных рефлексов ведущее, сигнальное значение имеют различия в окраске оперения кур; выработанные половые условные рефлексы чаще оказываются малоспецифичными и могут сохраняться до 1,5 месяцев.

ABOUT THE CONDITIONED REFLECTORY MECHANISMS OF SEXUAL SELECTION (SELECTIVE MATING) IN FOWL

L. Z. Kaidanov

Sexual conditioned reflexes were worked out among ten roosters breeds Leghorn and Australorp towards hens of the same breeds, and these reflexes determined the unaccidental (selective) character of their mating. In the process of working out these sexual conditioned reflexes the colour of the feather of hens served as the leading signal value; these sexual conditioned reflexes usually appear to be not highly specific and can persist for one and half months.

ЛИТЕРАТУРА

- Бич Ф. 1960. В кн.: Экспериментальная психология. 1. ИЛ: 513—576.
 Гексли Дж. 1940. «Усп. совр. биологии», 13, 2: 306—323.
 Давыташвили Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. М., Изд. АН СССР.
 Дарвин Ч. 1939. Соч., 3. Изд. АН СССР: 113—230.
 Дарвин Ч. 1953. Соч., 5. Изд. АН СССР.
 Кайданов Л. З. 1963. Вестник ЛГУ, 9: 143—149.
 Карлов В. Н. 1951. В кн.: Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз: 136—138.
 Кистяковский А. Б. 1958. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев, Изд. КГУ.

- Лобашев М. Е. 1961. В сб.: Исследования по генетике, I. Изд. ЛГУ: 3—11.
- Машковцев А. А. 1940. ДАН СССР, 27, 1.
- Милованов В. К. 1957. В кн.: И. И. Соколовская. Проблемы оплодотворения сельскохозяйственных животных, гл. 8. М., Изд. «Советская наука».
- Милованов В. К. 1962. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных. М., Сельхозгиз.
- Милованов В. К., Д. В. Смирнов-Угрюмов. 1940. Вестник сельскохозяйственных наук, секц. животноводства, 5.
- Павлов И. П. 1949. Полн. собр. соч., 3. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Пономаренко В. В. 1958. ДАН СССР, 118, 3: 614—617.
- Промптов А. Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Родин И. И. 1951. В кн.: Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз: 102—123.
- Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных, I. М., Изд. АН СССР.
- Смирнов-Угрюмов Д. В. 1945. Тр. лаб. искусств. осеменения ВИЖа, 2.
- Смирнов-Угрюмов Д. В. 1951а. В кн.: Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз: 82—89.
- Смирнов-Угрюмов Д. В. 1951б. В кн.: Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз: 95—101.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М., Изд. «Советская наука».
- Bastock M. 1956. «Evolution», 10, 4: 421—439.
- Beach F., R. Gilmore. 1949. J. mammal., 30: 391—392.
- Cinat-Tomson H. 1926. Biol. Zbl., 46, 9: 543—552.
- Cushing J. 1941. Цит. по: А. Б. Кистяковский, 1958.
- Fisher R. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
- Haskins C., E. Haskins. 1950. Proc. Nat. Acad. sci., 36, 9: 464—476.
- Hess E. 1959. «Science», 130, 3368: 133—141.
- Knight G., A. Robertson, C. Waddington. 1956. «Evolution», 10, 1: 14—22.
- Koopman K. 1950. «Evolution», 4, 2: 135—148.
- Lorenz K. 1935. J. ornithol., 83, 2, 3: 137—213; 289—413.
- Marshall F., J. Hammond. 1945. Min. agric. a. fish. bull., 39: 1—44.
- Maynard-Smith J. 1958. A century of Darwin. London.
- Merrell D. 1953. «Evolution», 7, 3: 287—296.
- Noble J., B. Curtis. 1939. Bull. Amer. mus. nat. hist., 76: 1—46.
- Petit C. 1958. Bull. biol. France et Belgique, 92, 3: 248—329.
- Thoday J., J. Gibson. 1962. «Nature», 193, 4821: 1164—1166.
- Tinbergen N. 1954. Evolution as a process. London: 233—250.
- Schutz F. 1963. Die Naturwissensch., 19: 624—625.
- Silson R. 1963. «Nature», 197, 4862: 105.